

Über das Verhalten der Larven von Knochenfischen beim Ausschlüpfen aus dem Ei

Der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg
zur
Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt
von
Axel Poy
aus
Prag

Verlag Paul Parey · Hamburg

1970

1968

Als Dissertation genehmigt
von der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Erlangen-Nürnberg



Tag der mündlichen Prüfung: 27. 11. 1968

Dekan: Professor Dr. H. Wegener

Erstberichterstatte: Professor Dr. W. Wunder

Zweitberichterstatte: Professor Dr. H. Remmert

Sonderdruck aus: Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission
für Meeresforschung
Bd.21,H.1-4, S.377-392

Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung

VERLAG PAUL PAREY · 2 HAMBURG 1 · SPITALERSTRASSE 12

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe und der Speicherung und Auswertung in Datenverarbeitungsanlagen, vorbehalten. © Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

Über das Verhalten der Larven von Knochenfischen beim Ausschlüpfen aus dem Ei^{1, 2}

Von AXEL POY

*Untersuchungsstelle für Teichwirtschaft am Zoologischen Institut der Universität
Erlangen-Nürnberg*

Eingang des Ms. 1. 8. 1969

Neben chemischen Prozessen spielen beim Schlüpfen der Fische auch mechanische Vorgänge eine Rolle. Anhand vieler Einzelbeobachtungen wird untersucht, wie sich die Larven verschiedener Süßwasserfischarten von der Eihülle befreien und welche Bewegungen dabei ablaufen. Zwischenartliche morphologische und innerartliche physiologische Unterschiede bedingen unterschiedliches Verhalten.

Abstract

On the behaviour of larvae of teleost fishes at hatching. Apart from chemical processes mechanical processes, too, are of some importance for the hatching of fishes. From many individual observations it is scrutinized how the larvae of various species of fresh water fish free themselves from the chorion and what their movements are during the last two hours before hatching. Interspecific morphological as well as physiological differences within the species involve different behaviour.

Résumé

Sur le comportement des larves des poissons téléostenes pendant leur sortie de l'oeuf. Pendant la sortie de l'oeuf interviennent non seulement des réactions chimiques mais aussi des processus mécaniques. Des nombreuses observations isolées permettent de découvrir comment les larves se débarrassent de la coquille et par quels mouvements elles y parviennent. Des différences morphologiques interspécifiques et des différences physiologiques intraspécifiques déterminent des comportements différents.

Resumen

Sobre el comportamiento de larvas de peces Teleosteos al salir del huevo. Las larvas de peces teleosteos al salir del huevo tienen, además de importantes reacciones químicas, movimientos mecánicos de significación, que son investigados a base de numerosas observaciones al ver como las larvas de algunas especies de agua dulce se desembarazan del corion y con que movimientos lo hacen que se inician aproximadamente dos horas antes del nacimiento.

Diferencias morfológicas interespecíficas y diferencias fisiológicas intraespecíficas implican comportamientos diferentes.

Einleitung

Beim Schlüpfen der Knochenfische spielen neben chemischen Prozessen auch mechanische Vorgänge eine wichtige Rolle. Obwohl die meist transparenten Fischeier ein ideales

¹ Herrn Professor BÜCKMANN und Herrn Professor KÄNDLER zum 70. Geburtstag gewidmet.

² Gekürzte Fassung einer Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Erlangen-Nürnberg. Herrn Prof. WUNDER danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit.

Versuchsobjekt darstellen, gibt es bisher nur wenige exakte Untersuchungen über die Bewegungen der Fischembryonen kurz vor und während des Schlüpfens (WUNDER 1935, GIHR 1957, ROSENTHAL 1968).

Die kleinen Larven liegen in einer ziemlich reißfesten Eihülle, die, wie HAYES (1942) schreibt, aus Pseudokeratin besteht. KAIGHN (1964) beschreibt die genauere Zusammensetzung.

WINTREBERT (1912) entdeckte, daß einzellige epidermale Drüsen, die artverschieden fast über den ganzen Körper verteilt sind (Abb. 1), ein proteolytisches Ferment aus-

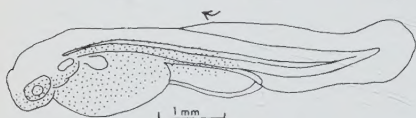


Abb. 1. Larve des chinesischen Goldfisches *Cyprinus auratus*. Die Punkte zeigen die Lage der einzelligen epidermalen Schlüpfdrüsen. (OUJI 1955)

scheiden, das, wenn auch artverschieden, bei den meisten Fischen etwa dieselbe Wirkung hat. BOURDIN (1926) beschreibt, daß bei Forellen z. B. diese Drüsen ca. 15 Tage vor dem Schlüpfen auftreten, dann heranwachsen und nach der Geburt wieder verschwinden. Nach HAYES (1942) hat das Ferment der Forellen ein Wirkungsoptimum bei pH 8–9 und 21° C, wo die Hülle in 4 Stunden total durchlöchert wird. Da im Ei aber ein pH von 4–5 herrscht und auch die Optimaltemperatur beim Erbrüten nie erreicht wird, wäre das Ferment völlig wirkungslos, re-

agierte nicht die Haut der Larve basisch. So tritt dort, wo sie die Eihülle berührt, Auflösung ein. Die Bewegungen der Larven bringen wahrscheinlich alle Bereiche der Eischale mit dem Ferment in Berührung, wie auch ROSENTHAL (1968) vermutet. BUZNIKOV (1957) beschreibt, daß vor allem Sauerstoffmangel die Schlüpfdrüsen zur Sekretion anregt und dadurch die Geburt einleitet. Ebenso fand auch ROSENTHAL (1968) die Aktivität der Larven durch Sauerstoffmangel stark erhöht. Kann also der Gasaustausch durch die Eihülle den Sauerstoffbedarf der wachsenden Larve nicht mehr decken, wird der Schlüpfvorgang eingeleitet.

Nachdem sich viele Autoren mit der Wirkungsweise des Ferments beschäftigt haben, konnte KAIGHN (1964) es für die Art *Fundulus heteroclitus* genauer beschreiben. Er nannte es Chorionase. Durch die Wirkung des Ferments wird die Eihülle immer dünner

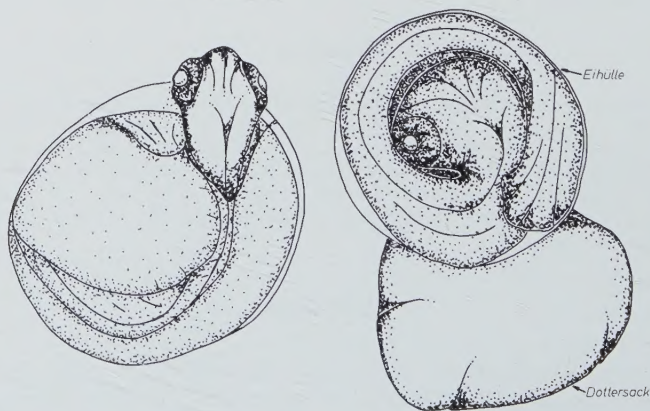


Abb. 2a (links). Schlüpfende Bachforelle. Der Kopf hat gerade die Eihülle durchbrochen. Hinter dem Kopf erkennt man den Rand des Loches in der pergamentartigen Eikapsel. – Abb. 2b (rechts). Eine verunglückte Dottersackgeburt. Der Dottersack ist aus dem Ei gequollen, und die Larve war nicht mehr in der Lage, sich von der Eihülle zu befreien

und schließlich so porös, daß perivitelline Flüssigkeit austreten kann. Ein kräftiges Aufbäumen des Fischchens zu diesem Zeitpunkt kann zum Platzen des Eies führen. Wo nicht, kann in der nunmehr neutral gewordenen Lösung das Ferment die Eihülle sehr rasch andauen und so zum Schlüpfen führen. Da bei den Salmoniden auf dem Schädeldach besonders viele Schlüpfdrüsen liegen, entsteht bei plumpen (s. u.) oder schwachen Tieren, die sich nicht soviel bewegen, dort die dünnste Stelle in der Schale. Ergebnis: Die Larve schlüpft mit dem Kopf voraus. Beispiel hierfür sei der Vergleich der Aktivität der Kopf- bzw. Schwanzgeburten der Regenbogenforelle (Abb. 11a u. b). Die Beobachtung, daß zunächst die vitaleren Tiere (Schwanzgeburten) schlüpfen, stimmt mit der Erfahrung der Fischzüchter überein. Dementsprechend werden auch kaum steckengebliebene Schwanzgeburten beobachtet, wohl aber Kopfgeburten (Abb. 2a und b). Schon WINTREBERT (1912) beschrieb, daß das Schlüpfen einiger Individuen die anderen ebenfalls dazu anregt. Dies dürfte wieder die Wirkung der Chorionase sein, die, nun auch im Wasser vorhanden, alle Eihüllen von außen gleichmäßig andaut.

Da nach den beschriebenen Untersuchungen das Bedürfnis bestand, auch etwas über die rein mechanischen Bewegungsabläufe während des Schlüpfens zu erfahren, wurden einige Süßwasserfische genauer untersucht.

Material und Methode

Folgende Fischarten wurden untersucht:

1. Familie *Salmonidae*

<i>Salmo trutta</i> f. <i>fario</i> L.	Bachforelle
<i>Salmo trutta</i> f. <i>trutta</i> L.	Meerforelle
<i>Salmo trutta</i> f. <i>lacustris</i> L.	Seeforelle
<i>Salmo shasta</i> Jord.	Regenbogenforelle
<i>Thymallus thymallus</i> L.	Äsche
<i>Coregonus wartmanni</i> Bloch	Blaufelchen
<i>Coregonus macrophthalmus</i> Nüssl.	Gangfisch
<i>Coregonus albula</i> L.	Kleine Maräne

2. Familie *Cyprinidae*

<i>Cyprinus carpio</i> L.	Karpfen
---------------------------	---------

3. Familie *Esocidae*

<i>Esox lucius</i> L.	Hecht
-----------------------	-------

In der Literatur wird für diese Arten gelegentlich nebenbei erwähnt, daß die Larven mit dem Kopf oder dem Schwanz voraus schlüpfen. Nach BOURDIN (1926) ist der Schlüpfvorgang bei Bach- und Regenbogenforellen fast gleich, nach BUSCHKIEL (1931) schlüpfen alle Lachsartigen mit dem Schwanz voraus. GIHR (1957) fand beim Hecht und WUNDER (1935) beim Karpfen die Kopfgeburt als die Regel, letzterem widerspricht SCHAEFERCLAUS (1961). Diese z. T. widersprüchlichen Angaben machten entsprechende Beobachtungen notwendig. Dies geschah in einfachster Weise so, daß in einem Gefäß eine größere Zahl Eier, die wenige Stunden vor dem Schlüpfen aus der Brutanstalt gebracht worden waren, beobachtet wurde. Hatte ein Tier die Hülle durchbrochen, so wurde es auf einer Liste entsprechend abgehakt und in eine andere Schale gegeben. So ergab sich sehr rasch ein statistisch gesicherter Überblick über die Häufigkeit von Kopf- und Schwanzgeburten. Bei der folgenden Serie von Einzelbeobachtungen wurde nun besonders auf die Bewegungsabläufe geachtet. Dazu kamen die Eier in eine gekühlte Schale, um den Temperatursprung Brutanstalt – Zimmer zu vermeiden.

Weiter unten werden 6 Bewegungsarten beschrieben. Auch komplizierter aussehende Bewegungen ließen sich stets auf diese Grundtypen zurückführen. Letztere wurden von 1–6 durchnummeriert. Da die z. T. rasch aufeinanderfolgenden Bewegungen eine ständige Kontrolle nötig machten, mußten die Ergebnisse blind notiert werden. Dies geschah so, daß die Eier in Reih und Glied angeordnet wurden und jedes eine Nummer erhielt. Nun konnte mit einer einfachen Addiermaschine die Ei- und Bewegungsnummer notiert werden. Alle 5 Minuten wurde die Uhrzeit dazwischengeschrieben. Auf diesem Streifen konnten nun die Bewegungen eines jeden geschlüpfen Tieres genau verfolgt und herausgezogen werden (Abb. 4).

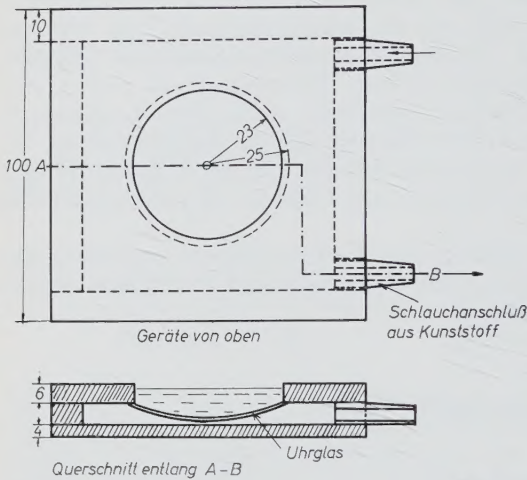


Abb. 3. Beobachtungsgefäß für Fischeier. Das Gefäß ist ganz aus Glas. Es kann direkt an die Wasserleitung angeschlossen werden. Durch den Bau ergibt sich im Kühlraum eine Kreisströmung, die das Wasser im Beobachtungsraum fast bis auf die Temperatur des Leitungswassers abkühlt. Durch Veränderung des Wasserzulaufs kann die Temperatur in einem breiten Bereich gesteuert werden. Die Zahlen drücken Millimeter aus

der alle Bewegungen pro Zeiteinheit addiert sind. Dabei ergaben sich Kurven, wie Abbildung 13a zeigt. Diese wurden dann zwecks größerer Anschaulichkeit interpoliert und im übrigen nur diese wiedergegeben.

Zur Unterstützung der Beobachtungen wurde ein Film vom Schlüpfen der Bach- und Seeforelle, vom Blaufelchen und Gangfisch gedreht. Die hier wiedergegebenen Abbildungen sind Zeichnungen nach Bildern aus diesem Streifen.

Wie sich im Laufe der Untersuchungen herausstellte, besteht ein Zusammenhang zwischen der Körperform und dem Verhalten. Deshalb mußten alle Tiere genau gemessen werden. Dabei wurde die Schwanzlänge, von der hinteren Ansatzstelle des Dottersacks gemessen, zur Gesamtlänge der Larve in Beziehung gesetzt.

Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1965 bis 1967 in Langenargen/Bodensee, Altmühlendorf/Holstein und Erlangen durchgeführt.

Ergebnisse

Vergleicht man das Schlüpfen der einzelnen Arten miteinander, so ergibt sich ein Zusammenhang mit der Körperform der Larve. Sehr lange, schlanke Tiere mit kleinem Dottersack haben oft einen großen perivitellinen Raum im Ei. Der Schwanz kann wild

notiert werden. Alle 5 Minuten wurde die Uhrzeit dazwischengeschrieben. Auf diesem Streifen konnten nun die Bewegungen eines jeden geschlüpfen Tieres genau verfolgt und herausgezogen werden (Abb. 4). Lagen nun genügend dieser „Lebensläufe“ vor, so wurden sie zeitgleich zur Deckung gebracht, wobei das Platzen der Eihülle als Nullpunkt diente. Da manche Tiere nur wenige Minuten, andere wieder über 2 Stunden beobachtet wurden, ergibt sich, daß rückschreitend vom Zeitpunkt des Schlüpfens den Ergebnissen immer weniger Tiere zugrunde liegen. Da die Zahlen aber vergleichbar sein sollten, wurde auf 100 Tiere umgerechnet und die sich ergebende Zahl *Aktivität* genannt, die nun graphisch darstellbar war.

Es wurden jeweils nur 3–4 Kurven je Art gezeichnet, zusammen mit der Gesamtaktivität, bei

umherschlagen, sich gegen die Wand stemmen und so schließlich die Hülle sprengen. Das oben beschriebene Verhältnis Gesamtlänge zu Schwanzlänge in seiner Bedeutung für das Schlüpfverhalten kommt in der Tabelle zum Ausdruck.

	Bachforelle	Meerforelle	Seeforelle	Regenbogenforelle	Äsche	Blaufelchen	Gangfisch	Kl. Maräne	Hekt	Karpfen
Eigröße in mm	5,3	5,4	6,1	5,0	4,1	2,3	2,5	1,9	2,9	1,8
Umfang in mm	16,6	16,9	19,2	15,8	12,8	7,4	8,0	5,9	9,2	5,7
Länge d. Larve mm	16,0	17,4	15,1	17,7	13,8	10,3	11,7	8,8	8,7	5,6
Davon freie Schwanzlänge in Prozent	56,1	58,7	60,4	54,7	63,1	69,3	68,2	71,4	61,9	64,3
Beobachtete Stückzahl	150	451	339	318	194	244	85	137	529	81
Schwanzgeburten (Prozentsatz)	27,3	9,2	56,6	62,2	77,8	76,2	77,7	89,8	16,7	84,0

Danach schlüpfen die Tiere, je schlanker sie sind und je länger der frei bewegliche Schwanz ist, zu einem um so höheren Prozentsatz mit dem Schwanz voraus. Es muß aber vermutet werden, daß noch andere Faktoren, wie z. B. das Verhältnis der Volumina von Ei und perivitellinem Raum oder die unterschiedliche Lage der Schlüpfdrüsen eine Rolle spielen.

SCHAEPERCLAUS (1940) beschreibt, daß eine leichte Temperaturerhöhung (0,8–1,6° bei der Kl. Maräne) zum rascheren Schlüpfen der Fische führt. Er vermutet, daß die tägliche Temperaturschwankung im Brutwasser genügt, das Schlüpfen vorwiegend nachmittags stattfinden zu lassen. Diese Vermutung kann bestätigt werden. Die Seeforelle schlüpft zu 70 % und die Bachforelle zu 65 % zwischen 13 und 17 Uhr. Ähnlich scheint es sich auch bei den Blaufelchen zu verhalten, die ihr Schlüpfmaximum bereits zwischen 10 und 12 Uhr erreichen. Da der Zeitpunkt aber bei Tieren, die bei 4–5° bzw. 8–9° erbrütet wurden, gleich liegt, könnte auch an eine echte Tagesrhythmik gedacht werden.

Da sich die bereits erwähnten sechs Bewegungstypen bei den verschiedenen Arten stark ähneln, sollen sie vor der Einzelbesprechung kurz beschrieben werden.

1. *Zittern*: Ein Schütteln läuft durch den ganzen Körper, als ob alle Muskeln gleichzeitig gespannt würden. Es tritt höchst selten und nur sehr kurz auf. Die Frequenz ist bei Forellen bedeutend geringer als bei den übrigen Arten.
2. *Zuckbewegung*: Diese ebenfalls recht seltene Bewegung läßt sich schlecht beschreiben. Hier sind alle ungerichteten Zuckungen zusammengefaßt, z. B. kurzes Zucken des Körpers, Heben des Kopfes oder Schwanzes auf das Kreissinnere zu. Möglicherweise sind manche Zuckbewegungen Teile anderer Bewegungstypen, doch zu kurz und

Abb. 4. Verhalten eines Blaufelchen während der letzten 95 Minuten vor der Geburt – 1 = Zittern, 2 = Stemmen, 3 = Drehen, 4 = Rucken, 5 = Zucken, 6 = Schlingeln

nur angedeutet, als daß man sie als solche erkennen könnte. Versteht man dagegen das Zucken als Initialbewegung, wird verständlich, warum es bei agileren Arten seltener ist.

3. *Drehen*: Das Fischchen liegt seitlich zusammengekrümmt auf dem Dottersack. Will es nun seine Drehrichtung ändern, erweist sich das als äußerst schwierig, da zwischen

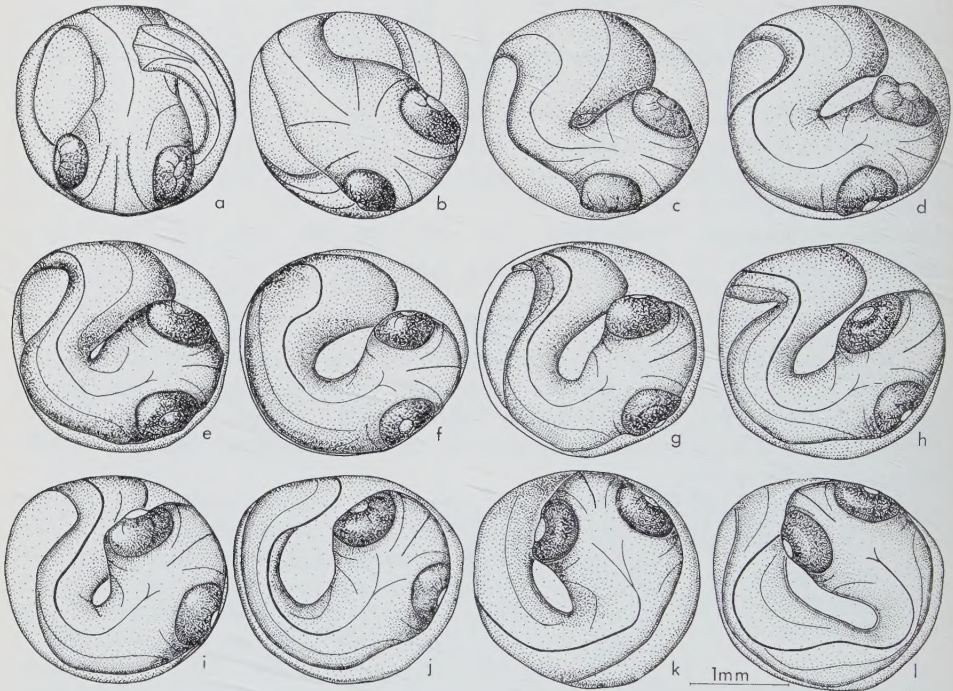


Abb 5a-l. Verlauf der Drehung bei der Larve eines Blaufelchen. Die 12 Phasen wurden von den Bildern eines Filmes abgezeichnet, der während der Beobachtung aufgenommen worden war

Dottersack und Eihülle nur wenig Platz ist. Das Tier kann sich auf Grund seiner anatomischen Beschaffenheit kaum in der Sagittalebene krümmen. Die Larve legt daher zunächst den Kopf nach der anderen Seite um, was platzmäßig ohne weiteres möglich ist. So liegt sie schraubig verdreht, bis diese „Welle“ durch den ganzen Körper gelaufen ist und den etwas beweglicheren Schwanz erreicht, der dann nach der anderen Seite umgeschlagen wird. Der Dottersack bildet den ruhenden Pol, der nicht bewegt wird. Die Larve ist fast auf der ganzen Länge des Bauches an ihn angewachsen. Betrachtet man jetzt die tatsächliche Bewegung des Tieres im Verhältnis zur Eischale, so ist der Erfolg vergleichsweise gering; die Larve ist nur nach der anderen Seite umgekippt. Normal dauert der ganze Vorgang $\frac{1}{2}$ bis 2 Sekunden. Gelegentlich wurde aber auch beobachtet, daß sich Tiere im Zeitlupentempo drehten. Obwohl die Drehung bei den sehr lang und schlank gebauten Coregonen viel komplizierter aussieht, läßt sie sich auf diesen Grundtyp zurückführen (Abb. 5a bis l).

Nur bei sehr heftigen und schnell wiederholten Drehungen wird auch der Dottersack bewegt. Sonst kommt das Tier beim zweitenmal jeweils in die Ausgangsstellung zurück. Obwohl die Bewegungen den räumlichen Verhältnissen möglichst

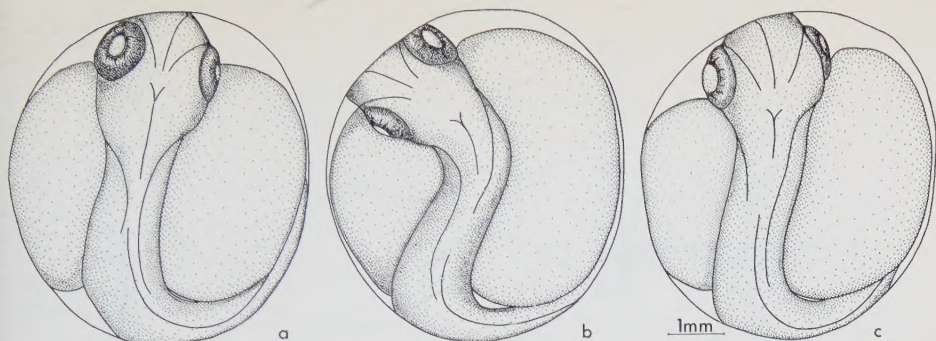


Abb. 6a-c. Ruckbewegung einer Forelle. Der Kopf wird wie zum Beginn einer Drehbewegung nach der anderen Seite umgelegt, aber dann sofort wieder zurückgenommen

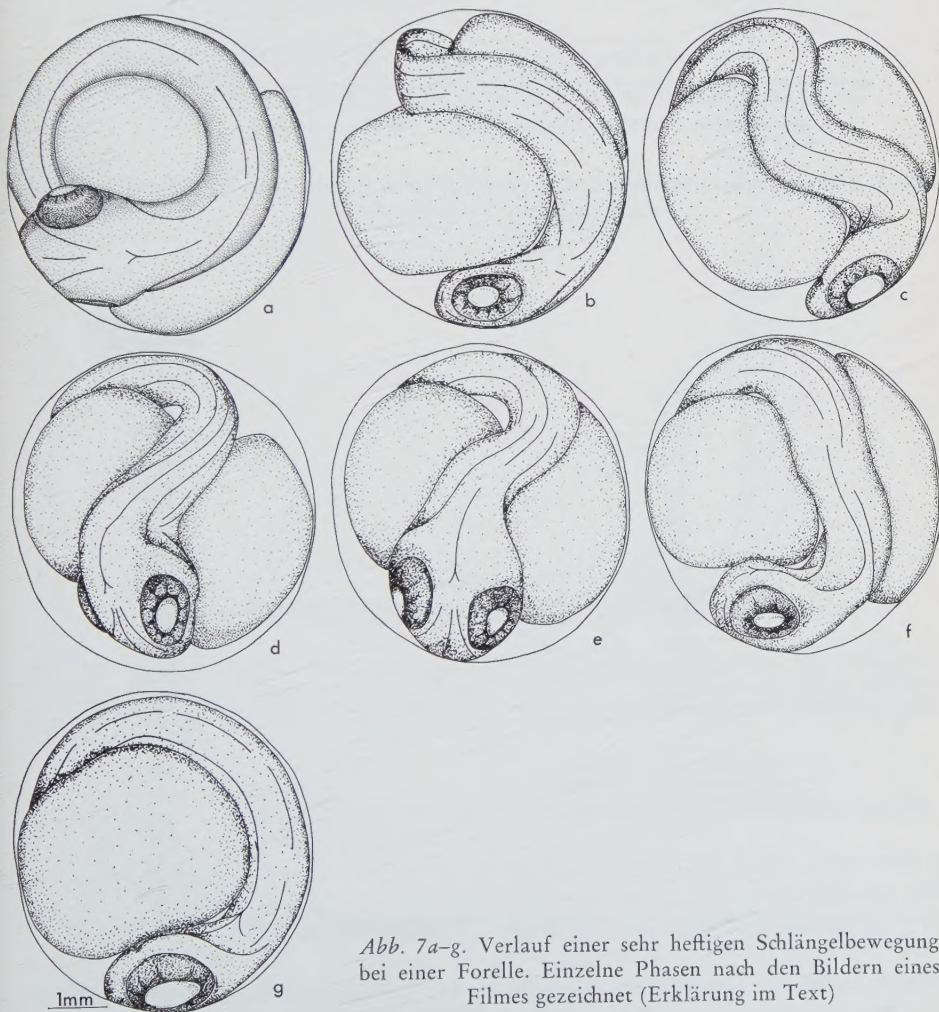


Abb. 7a-g. Verlauf einer sehr heftigen Schängelbewegung bei einer Forelle. Einzelne Phasen nach den Bildern eines Filmes gezeichnet (Erklärung im Text)

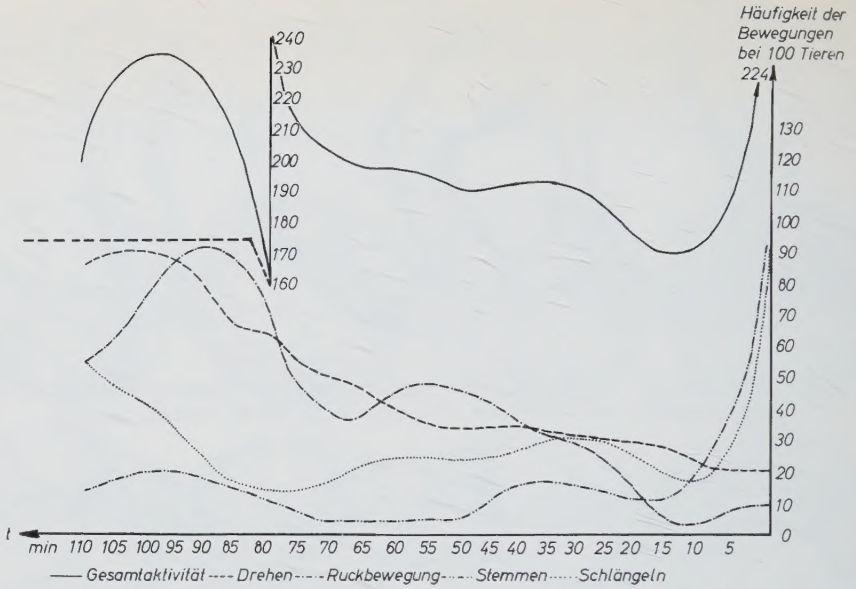


Abb. 8. Bachforelle Gesamtgeburten (fast ausschließlich Kopfgeburten). Ergebnis von 45 beobachteten Tieren. Vergleiche Abb. 11a

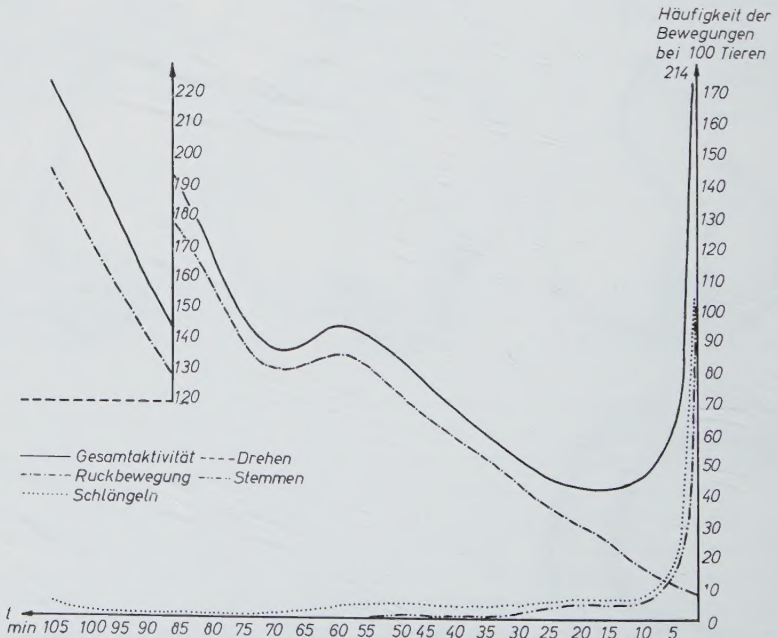


Abb. 9. Meerforelle Kopfgeburten. Ergebnis von 131 Einzelbeobachtungen. Beachte, daß keine Drehungen ausgeführt werden

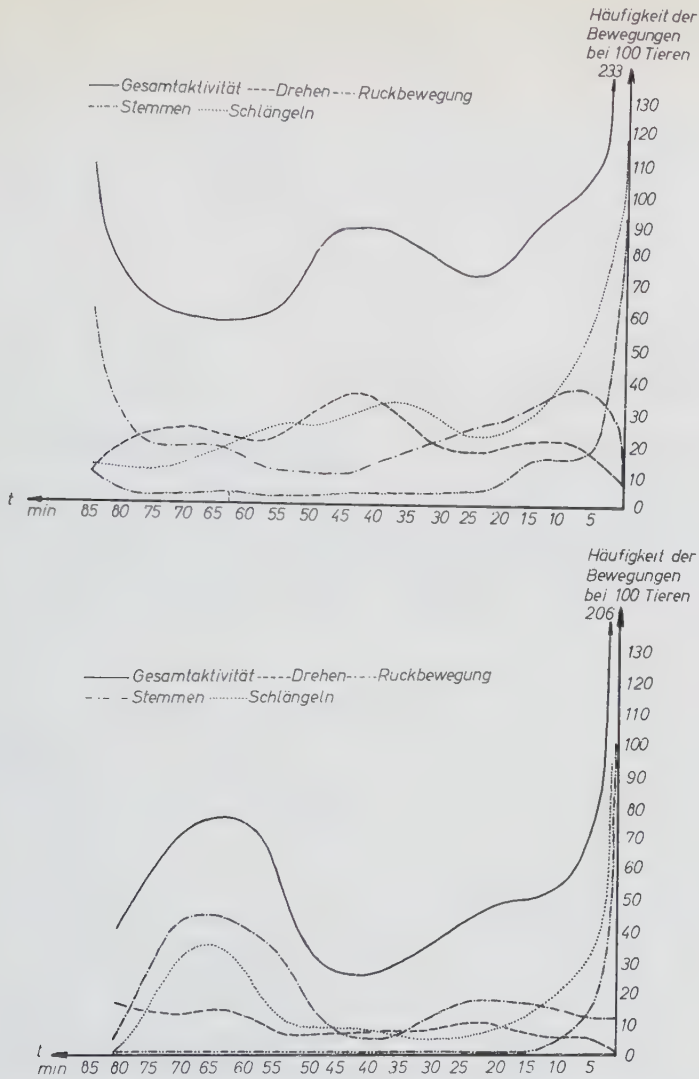


Abb. 10a (oben). Seeforelle Schwanzgeburten. 40 Tiere wurden beobachtet. Die kräftigeren Tiere der Seeforelle schlüpfen mit dem Schwanz voraus. Dies zeigt schon die höhere Gesamtaktivität gegenüber Abb. 10b. – Abb. 10b (unten). Seeforelle Kopfgeburten. 36 Einzelbeobachtungen

angepaßt sind, wird die Eihülle sehr stark beansprucht, was gelegentlich zum Platzen der Hülle und so zum Schlüpfen führt.

4. *Ruckbewegung*: Die oben beschriebene Bewegung erfordert viel Kraft. Meist sind es wohl individuelle Kraft- bzw. Erschöpfungsunterschiede, die dazu führen, daß diese Bewegung nicht voll durchgeführt wird, denn das Tier wendet nur den Kopf nach der anderen Seite. Dabei erweckt es den Anschein, als würde es die ganze Wendung ausführen wollen. Der Schwanz jedoch bleibt in der alten Stellung. Dadurch ist die Larve völlig verdreht. Der Kopf wird gleich wieder zurückgedreht oder er

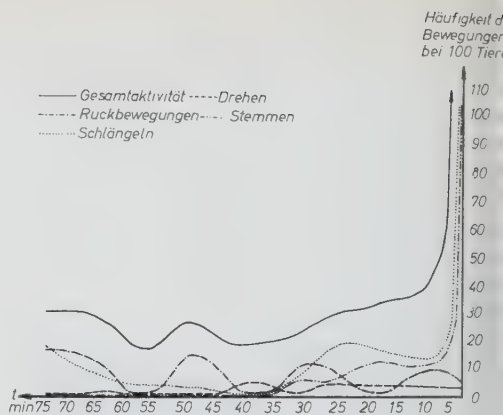
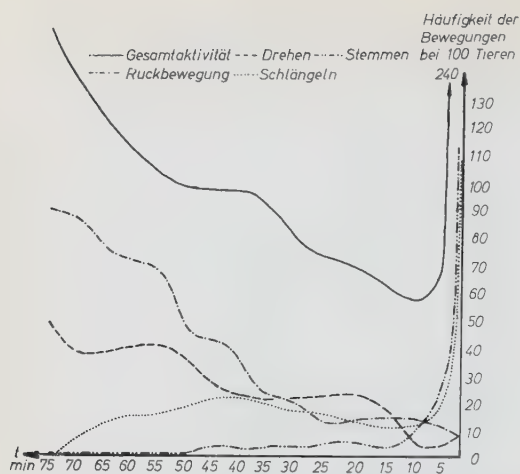


Abb. 11a (links). Regenbogenforelle Schwanzgeburten. Ergebnis von 37 beobachteten Tieren. Vergleiche den Aktivitätsunterschied gegenüber Abb. 11b und die gleich hohe Aktivität bei Abb. 8. – Abb. 11b (rechts). Regenbogenforelle Kopfgeburten. 27 Einzelbeobachtungen. Beachte die außerordentlich niedrige Gesamtaktivität

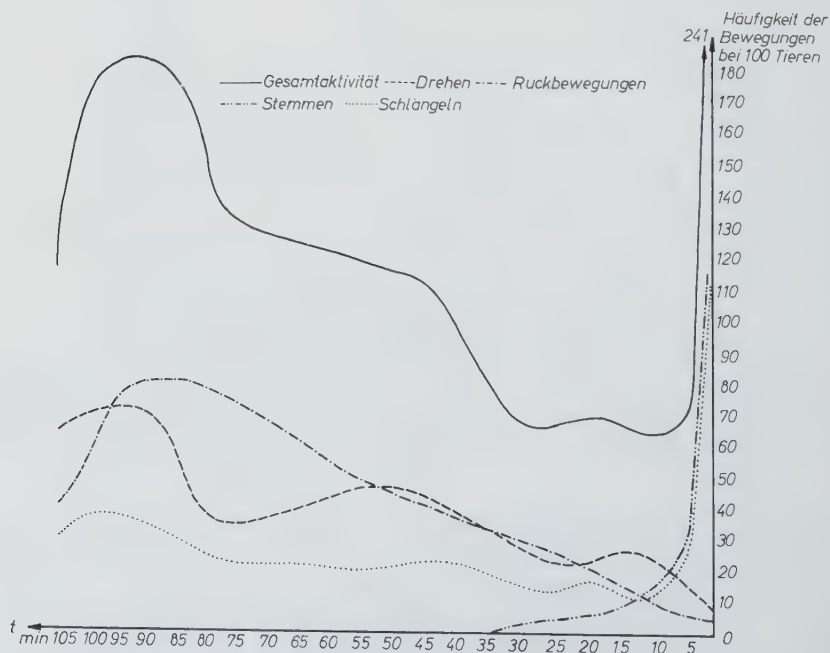


Abb. 12. Äschen Schwanzgeburten. 86 Einzelbeobachtungen. Auffallend ist eine gewisse Ähnlichkeit mit Abb. 8

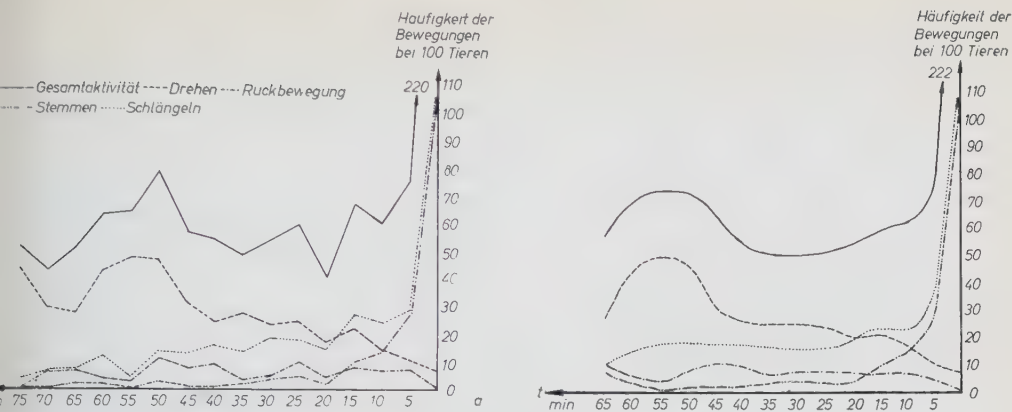


Abb. 13a (links). Blaufelchen Gesamtgeburten. Die Kurven zeigen jeden einzelnen Meßwert, während die Kurven der übrigen Abbildungen geglättet sind. Ergebnis von 151 Tieren. – Abb.

13b (rechts). Blaufelchen Schwanzgeburten. Ergebnis von 114 beobachteten Tieren

gleitet langsam, durch die Torsionsspannung getrieben, in die Ausgangslage zurück. Diese recht häufige Bewegung scheint fast als vollwertiger „Drehersatz“ zu gelten, da auch Tiere beobachtet wurden, die fast nur diese Bewegung ausführten, wie z. B. die Meerforelle (Abb. 6a bis c).

5. *Stemmen*: Das Stemmen ist ein kräftiges Aufbäumen des Körpers, um die Eihülle, wenn nicht zu sprengen, so doch wenigstens zu dehnen. Von WUNDER (1935) und GIHR (1957) wurde es früher als Zittern bezeichnet, dem es, wenn es allein auftritt, tatsächlich etwas ähnelt. Das Stemmen tritt als typische Schlüpfbewegung fast immer zusammen mit dem Schlängeln auf. Durch dieses Verwinden des Körpers soll anscheinend das Stemmen – eine an sich recht seltene Bewegung – in seiner Wirkung unterstützt werden.

Manche Arten zeigen es sogar erst kurz vor dem Schlüpfen. Früher ist es auch nicht nötig, da sowohl Dreh- als auch Ruckbewegung die Eischale genügend beanspruchen. Da das Tier aufgerollt ist, liegt zudem eine konstante Spannung vor. Diese steigt langsam mit zunehmendem Turgor in der Wirbelsäule, wie HARDER (1953) schreibt. Allein sie genügt manchmal schon, die Eihülle zu zerreißen. So wurde gelegentlich ein Tier ohne eigenes Zutun „geboren“. Die Hülle platzte plötzlich, und die Larve glitt langsam ins Freie.

6. *Schlängeln*: Das Schlängeln ist eine vor allem bei den Coregonen typische Bewegung. Der Fisch hebt ein wenig den Kopf, und dann läuft eine Welle den ganzen Körper entlang. Für die Forellen ist diese Bewegung nicht typisch. Nur ein gereiztes Tier schlängelt sich so heftig, wie es Abbildungen 7a bis g zeigen. Besondere Bedeutung erlangt das Schlängeln als Schlüpfbewegung (s. o.). In den Abbildungen 8–17 wird für jede Art die Gesamtaktivität und die Häufigkeit der vier wichtigsten Bewegungsarten (Drehen, Ruckbewegung, Stemmen und Schlängeln) aufgetragen. Diese Abbildungen mit ihren erläuternden Legenden liefern ein vergleichendes Bild vom Verhalten der einzelnen Arten vor dem Schlüpfen. Auf die Einzelheiten dieses Vergleichs soll hier nicht eingegangen werden.

Die Gattung *Salmo* ist hier durch die Bach-, Meer-, See- und Regenbogenforelle vertreten. Nach SCHAEPERCLAUS (1940) und MAYENNE (1940) variieren die Eier der Forellen je nach Alter und Ernährung des Rogners stark in GröÙe und Farbe. Die Eier der Regenbogenforelle sind meist etwas gelblich, die der übrigen mehr oder minder rosa. Schlüpfreife Eier erkennt man bei Bach- und Seeforelle etwa zwei Stunden vor

der Geburt an einem Farbumschlag. Durch die Wirkung des Ferments wird die milchig-trübe Hülle klar, und der dunkel-orangerote Dottersack bestimmt allein die Farbe. Bei der Regenbogenforelle zeigt eine beträchtliche Volumenzunahme die Reife an. Etwa 15 Minuten vor der Geburt bricht bei allen vier Arten der Innendruck zusammen, was man durch Eindellen mit einer stumpfen Nadel feststellen kann. Dabei ist jedoch Vorsicht geboten, da die Hülle sehr leicht reißt. Die aus der Tabelle ersichtlichen Unterschiede in den Körperproportionen zeigen bei den Forellen sehr schön die Bedeutung der Gesamtbeweglichkeit für den endgültigen Ablauf des Schlüpfens (vgl. Abb. 8 und 11a). Die Verteilung und Entwicklung der Aktivität bei den vier Arten ist in den Abbildungen 8 bis 11b wiedergegeben. Besondere Beachtung verdient der Vergleich der Gesamtkomplexität bei den Kopf- und Schwanzgeburten, vor allem in Abbildungen 11a und b. Schon WINTREBERT (1912) schreibt, daß die Bewegungen für das Schlüpfen keine wesentliche Rolle spielen. Sie entscheiden lediglich und gleichsam auch nur rein zufällig, ob Kopf- oder Schwanzgeburt eintritt. Ihre Hauptaufgabe dürfte in der Kräftigung der Muskulatur liegen.

Die Äsche stellt in der hier beobachteten Gruppe ein Verbindungsglied zwischen den Salmoniden und den Coregonen dar. Die lange, schlanke Larve mit dem ziemlich kleinen, tief orangeroten Dottersack füllt das klar durchsichtige Ei nur zur Hälfte. Die Schlüpfreife stellt man, ähnlich den Forellen, durch Eindellen mit der stumpfen Nadel fest, wobei die Eihülle reißfester ist als bei den Forellen. Die Aktivität der Larven, die nach dem Schlüpfen schon sehr bald schwimmen können, zeigt Abbildung 12.

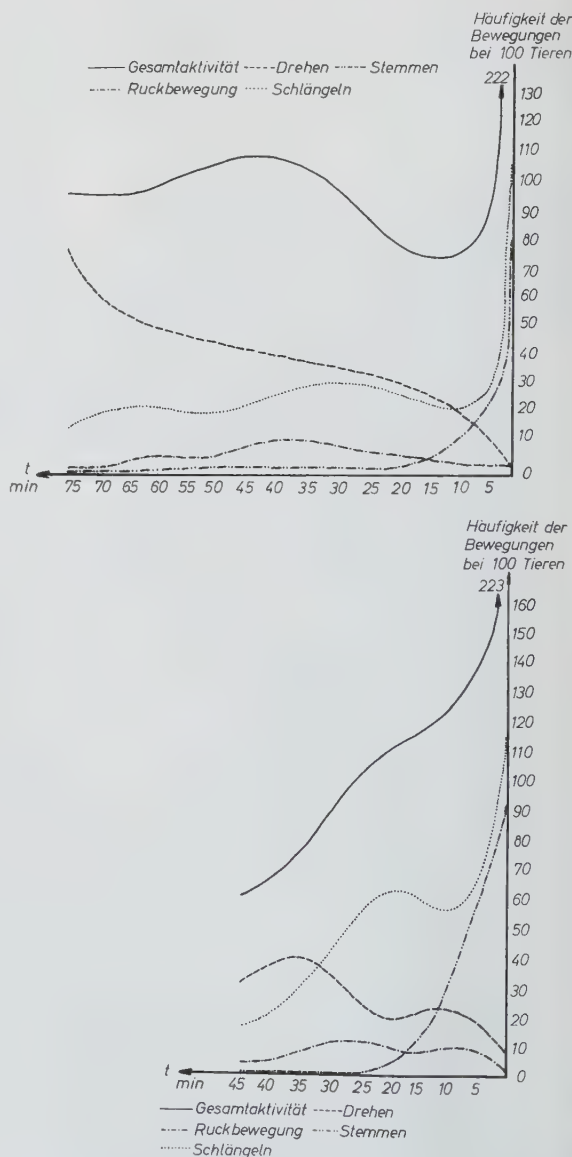


Abb. 14a (oben). Gangfisch Schwanzgeburten. 32 Tiere wurden beobachtet. Beachte das deutliche Absinken der Kurve für die Drehung mit dem gleichzeitigen Ansteigen der Aktivität des Schlängelns. — Abb. 14b (unten). Gangfisch Kopfgeburten. Es wurden 13 Tiere beobachtet.

Erklärung im Text

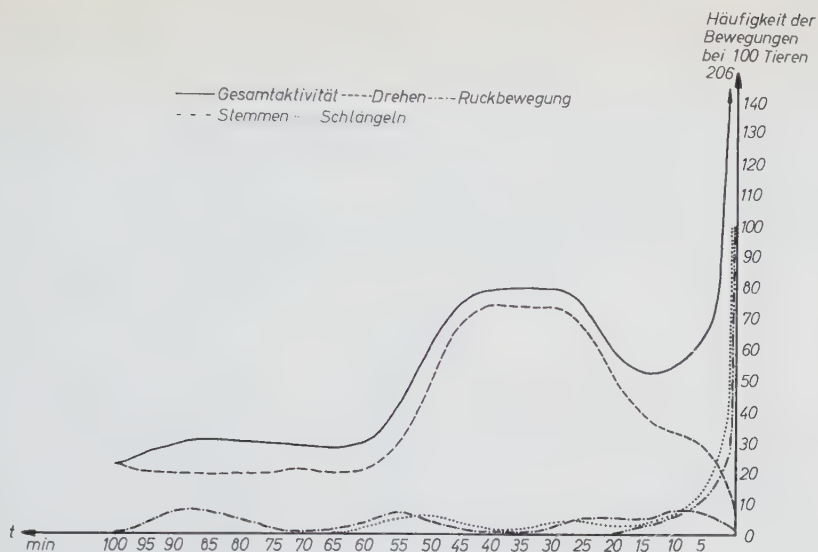


Abb. 15. Kleine Maräne Schwanzgeburten. 109 Einzelbeobachtungen. Auffallend ist die hohe Aktivität der Drehbewegungen zu Lasten aller übrigen Bewegungstypen

Die *Coregonen* Blaufelchen, Gangfisch und Kleine Maräne stellen im Aussehen der Eier und Verhalten der Larven eine weitere geschlossene Gruppe dar. Die leicht gelblich getönten Embryonen sind durch die klare Eihülle gut sichtbar. Eier, bei denen in den nächsten zwei Stunden mit dem Schlüpfen zu rechnen ist, nehmen etwas an Umfang zu. Außerdem wird die Schale ziemlich trübe, so daß nur noch bei starker Beleuchtung der Embryo zu erkennen ist. Wenn der Innendruck nachläßt, ist die Hülle des Coregononeies (außer bei der Kleinen Maräne) noch recht derb, so daß die heftigen Bewegungen der Fischchen hier wohl recht wichtig für das Schlüpfen sind. Bei Blaufelchen und Gangfisch reißt nach kräftigem Aufbäumen die Eihülle meist in Höhe des Afters quer zur Längsachse des Tieres

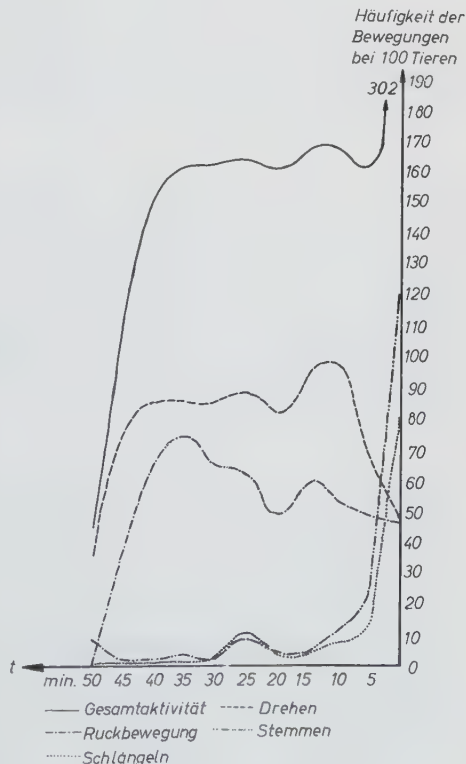


Abb. 16. Karpfen Gesamtgeburten. Ergebnis von 58 Einzelbeobachtungen. Interessant ist hier die hohe Aktivität der Tiere. Bemerkenswert erscheint auch die kleine Ruhepause, die 20 Minuten vor der Geburt nochmals eingelegt wird

ein. Danach schiebt sich das Tier als Schleife langsam heraus, wobei der Schwanz als erstes frei wird. Es folgt ein kurzer heftiger Kampf, bis der Körper mit dem anhängenden Dottersack frei wird. Bei der Kleinen Maräne wird die sehr brüchige Hülle durch einen heftigen Schlag des langen Schwanzes total aufgefetzt. Schwierigkeiten beim Schlüpfen gibt es bei keiner der drei Arten, da sogar totale Krüppel geboren werden. Sehr schwache Tiere schlüpfen mit dem Kopf voraus, und der aufgerollte Schwanz schiebt das Fischchen vollends ins Freie. Die Häufigkeit der einzelnen Bewegungen zeigen die Abbildungen 13a bis 15.

Der Karpfen ist neben dem Hecht der Fisch, bei dessen Eiern am schwersten das Ende der Brutzeit vorherzusehen ist. Der leicht gelblich getönte Embryo liegt ein-

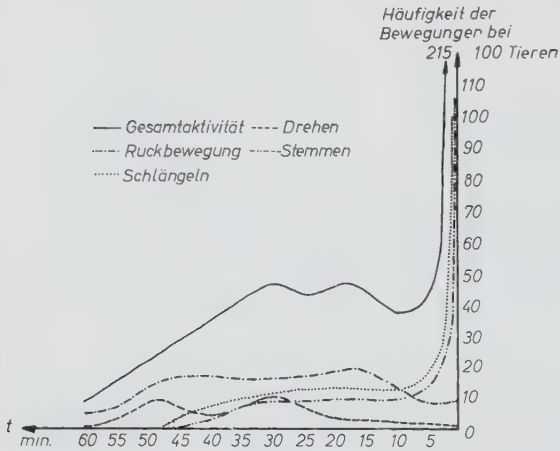


Abb. 17. Hecht Kopfgeburten. Es wurden 150 Tiere beobachtet (Erklärung im Text)

benen Arten. Es konnte während der Untersuchung nicht gefunden werden, worauf der hohe Anteil an Kopfgeburten zurückzuführen ist. Die Schlüpfreife der Eier wird wie beim Karpfen durch das Erscheinen der ersten freien Larven angezeigt. Zudem können die Eier, wie auch bei der Meerforelle, durch kurzfristiges Erwärmen um 2 bis 3° zum Schlüpfen angeregt werden. Die Häufigkeit der einzelnen Bewegungstypen zeigt Abbildung 17. Dazu sei vermerkt, daß die Ruckbewegung beim Hecht etwas anders verläuft. Hier wird nicht nur der Kopf umgelegt, sondern auch der Schwanz, und zwar in entgegengesetzter Richtung. Dabei wird der Körper an der vorderen und hinteren Dottersackansatzstelle stark abgeknickt.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, anhand von vielen Einzelbeobachtungen statistisch festzulegen, wie sich Fischlarven in den letzten ein bis zwei Stunden vor dem Ausschlüpfen aus dem Ei verhalten.

Die Ergebnisse der Arbeit beruhen auf Untersuchungen, die in den Jahren 1964 bis 1967 durchgeführt wurden. Neben vielen einführenden Beobachtungen konnten insgesamt 2528 Tiere genau beobachtet und ausgewertet werden.

Als Untersuchungsmaterial dienten zehn verschiedene Arten von Süßwasserfischen. Es wurden insgesamt sechs verschiedene Bewegungstypen festgestellt, die sich ständig wiederholen oder aus denen sich kompliziertere Bewegungen zusammensetzen. Die Häufigkeit der vier wichtigsten Bewegungen wurde in einer graphischen Darstellung für jede Art getrennt wiedergegeben. Dabei ist zu sehen, wie im allgemeinen kurz vor dem Schlüpfen die typischen Schlüpfbewegun-

gen viertelmal aufgerollt in einer völlig durchsichtigen Eihülle. Der sicherste Weg, schlüpfreife Tiere zu haben, ist eine größere Menge Eier genau zu beobachten und das Schlüpfen der ersten Individuen als Indikator zu verwenden. Auf Grund der kurzen Brutzeit ergeben sich nur geringe Abweichungen. Die in der Literatur angebotenen Merkmale (WUNDER 1935; SCHAEFERCLAUS 1940) sind schlecht zu verwenden. Die Entwicklung der Aktivität zeigt Abbildung 16.

Der Hecht verhält sich beim Schlüpfen etwas anders als die übrigen hier beschriebenen Arten.

gen zunehmen, die Aktivität der anderen Bewegungen dagegen stark nachläßt. Die Untersuchungen bestätigten außerdem, daß die Fische die Eihülle mit einem Ferment andauen und dann die brüchig gewordene Schale mit einer kräftigen Bewegung sprengen. Dabei besteht ein Zusammenhang zwischen der Körperform des Fisches und dem Prozentsatz der Schwanzgeburten. Je schlanker eine Art und je länger ihr frei beweglicher Schwanz (von der hinteren Dottersackansatzstelle gemessen), desto höher ist der Prozentsatz der Steißgeburten. Eine Tabelle demonstriert den Zusammenhang. Ein Vergleich der Aktivitäten in den Abbildungen 8, 11, 12 und 14 zeigt deutlich eine Zunahme der Beweglichkeit von Forellen über Äschen zu Coregonen.

Die Aktivitätsunterschiede zwischen Kopf- und Steißgeburten lassen den Schluß zu, daß bei den Arten mit der Schwanzgeburt als Norm hauptsächlich die schwächeren Tiere mit dem Kopf voraus schlüpfen. Sehr deutlich zeigt diesen Sachverhalt der Vergleich der Kopf- und der Schwanzgeburten bei der Regenbogenforelle (Abb. 11a und b).

Summary

Using a large number of individual observations it has been tried to state exactly the behaviour of fish larvae one or two hours before hatching. The results of the work are based on investigations made in the years 1964 to 1967. Besides many preparatory observations it was possible to watch individually and evaluate a total of 2,528 fish.

The material constituted of ten different species of fresh-water fish. There have been found six different types of movement which either occur repeatedly or which in part are composed to more complicated movements. The rate of the four types occurring most frequently has been shown in a graphic diagram for each species of fish separately, each of the four movements being demonstrated in a curve within the diagram. Here we can see an increase in hatching movements while all other types of movements decrease.

Furthermore it was observed that the fish first dissolve their egg membrane with a ferment and when the chorion has become brittle the embryo breaks it up with a quick strong movement. A connection was found between the shape of the body of the fish and the percentage of "breach deliveries"; the slimmer the species and the longer the freely movable tail the higher is the percentage of breach deliveries. A table shows the result. Comparing the activities in fig. 8, 11, 12, and 14 we find a distinct growth of mobility from trouts to graylings to vendaces.

From the difference in activity of the head delivery and breach delivery it was concluded that in those species in which breach delivery is the norm it is mainly the weaker animals which hatch the head first. This is obvious by comparing head and breach deliveries of the rainbow trout (see fig. 11a and b).

Literatur

- BOURDIN, J., 1926: Le mécanisme de l'éclosion chez les téléostéens. C. R. Soc. Biol. **95**, 1149 bis 1151, 1183–1186, 1239, 1243.
- BROWN, M., 1957: The physiology of fishes. Vol. I, Ch. VIII Early Development and Hatching, VI Hatching. Acad. Press. Inc. Publishers, New York.
- BUSCHKIEL, A. L., 1931: Salmonidenzucht in Mitteleuropa. Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas. Band IV. Stuttgart, Schweitzerbart.
- BUZNIKOV, G. A., 1957: On the Physiology of the Hatching Glands of Embryo in Teleostea. Zh. obshch. Biol. **18**, Nr. 5, 350–359.
- GIHR, M., 1957: Zur Entwicklung des Hechtes. Rev. Suisse Zool. Tome **64**, 355–474.
- HARDER, W., 1953: Zum Formwachstum des Herings. Z. Morph. Ökol. Tiere **42**, 209–224.
- HAYES, F. R., 1942: The Hatching Mechanism of Salmon eggs. J. Exp. Zool. **89** (3), 357–373.
- ISHIDA, J., 1944: Hatching enzyme in the fresh-water fish *Oryzias latipes*. Annot. Zool. Jap. **22**, 155–164.
- KAIGHN, M. E., 1964: A Biochemical Study of the Hatching Process in *Fundulus heteroclitus*. Developm. Biol. **9**, 56–80.
- KUSA, M., 1949a: Hardening of the Chorion of Salmon Egg. Cytologia, Tokyo, **15**, 131–137.
- 1949b: Further Notes on the Hardening of the Chorion of Salmon Eggs. Cytologia, Tokyo, **15**, 145–148.
- MAYENNE, V. A., 1940: Über die Ursachen der Schwankung in der Eigröße bei Knochenfischen. Moscou, C. R. (Doklady) Acad. Sci. URSS **28** (7), 653–656.

- OUJI, M., 1955: Morphology and Development of the Hatching Glands of the Teleost, *Cyprinus auratus*. The Dobutsugaku Zasshi **64**, 277–279.
- ROSENTHAL, H., 1968: Diss. Math. Naturwiss. Fakultät, Univ. Hamburg.
- SCHAEPERCLAUS, W., 1940: Untersuchungen an Eiern und Brut von Maränen, Hechten und Forellen. Verh. int. Limnol. **IX**, 215–251.
- 1961: Lehrbuch der Teichwirtschaft. S. 250, 477, 485. Berlin und Hamburg, Parey-Verlag.
- SCHINDLER, O., 1934: Über die Brut von vier einheimischen Süßwasserfischen Äsche, Hecht, Flußbarsch, Karpfen. Allg. Fisch. Ztg. **24**, N. F. **49**, 305–319.
- 1935: Zur Biologie der Larven von Barsch und Hecht. Verh. dtsch. Zool. Ges. 141–149.
- SEILER, R., 1933: Beobachtungen an Karpfen in ihren ersten Lebenstagen. Fischereiztg. Neudamm, **36**, 565–567.
- STEINMANN, P., 1950: Ein neues System der mitteleuropäischen Coregonen. Rev. Suisse Zool. Tome **57** (17), 517–525.
- SUGA, N., 1963: Changes of the Toughness of the Chorion of fish eggs. Embryologia **8**, 63–74.
- WAGLER, E., 1933: Über die Eier und Brut der Bodensee-Coregonen. Arch. Hydrobiol. **25**, 1–21.
- WINTREBERT, P., 1912: Le mécanisme de l'éclosion chez la truite arc-en-ciel. C. r. Soc. Biol. **72**, 724–727.
- WUNDER, W., 1935: Das Verhalten von Knochenfischen beim Ausschlüpfen aus dem Ei und in den ersten Lebenstagen. Verh. dtsch. Zool. Ges. **37**, 60–65.
- 1936: Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. In: Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas Bd. IIb. Stuttgart, Schweizerbart.
- YAMAMOTO, T., 1961: Physiology of Fertilization in Fish Eggs. Int. Rev. Cytol. **12**, 361–405.
- ZIEGELMAYER, W., 1926: Untersuchungen über die Zustandsänderung der Eimembran nach der Eiablage sowie über den Einfluß von Neutralsalzen auf das Plasma von Leuciscuseiern. Zool. Jb. allgem. Zool. **42**.
- ZOTIN, A. I., 1958: The Mechanism of the Hardening of the Salmonid Egg Membrane after Fertilization or spontaneous Activation. J. Embryol. exp. Morph. **6**, 546–568.

Anschrift des Verfassers: AXEL POY, 852 Erlangen, Obere Karlstraße 6

Lebenslauf

Am 12. Okt. 1941 wurde ich Axel Georg Otto Poy als zweiter Sohn des Heeresoberförsters wilhelm Poy und dessen Ehefrau Susanne, geb. Mergler, in Prag geboren. Ich besuchte von 1947 bis 1951 die Volksschulen in Hohenburg und Büchheim im Landkreis Burglengenfeld, von 1951 bis 1955 die Oberrealschule in Regensburg, von 1955 bis 1958 die Mittelschulen in Burglengenfeld und Regensburg und von 1958 bis 1961 die Wirtschaftsoberrealschule in Regensburg.

Nach dem Abitur begann ich im Wintersemester 1961/62 das Studium in Chemie und Biologie für das Lehramt an den Gymnasien in Bayern an der Universität Erlangen-Nürnberg.

